

Mélanges variétaux et mélanges plurispécifiques – atouts et contraintes

Enjalbert J.¹, Litrico I.², Fournier E.³, Médiène S.⁴, Gauffreteau A.⁴, Borg J.¹, Corre-Hellou G.⁵, Goldringer I.¹, Hanachi M.⁶, Journet E.P.^{7,8}, Justes E.^{7,9}, Morel J.B.³, Naudin C.⁵, Sanguin H.³, Valantin-Morison M.⁴, Verret V.⁴, Bedoussac L.¹⁰

¹ GQE Le Moulon, Univ. Paris Sud, INRA, CNRS, AgroParisTech, Gif sur Yvette, France

² P3F UR 004, INRA, Lusignan, France

³ BGPI, INRA, Université Montpellier, CIRAD, Montpellier SupAgro, Montpellier, France

⁴ Agronomie, INRA, AgroParisTech, Thiverval-Grignon, France

⁵ USC LEVA, INRA, Ecole Supérieure d'Agricultures, Univ. Bretagne Loire, SFR 4207 QUASAV, Angers, France

⁶ SAD-APT, INRA - AgroParisTech, Thiverval-Grignon, France

⁷ AGIR, Université de Toulouse, INRA, Castanet-Tolosan, France

⁸ LIPM, Université de Toulouse, INRA, CNRS, Castanet-Tolosan, France

⁹ Département PERSYST, CIRAD, Montpellier, France

¹⁰ AGIR, Université de Toulouse, INRA, ENSFEA, Castanet-Tolosan, France

Correspondance : jerome.enjalbert@inra.fr ; laurent.bedoussac@inra.fr

Ce travail a bénéficié notamment du support financier du projet Européen H2020 ReMIX (Redesigning European cropping systems based on species mixtures) dont l'agrément est le n°727217 (<https://www.remixintercrops.eu/>).

Résumé

Pour réduire les impacts négatifs des systèmes agricoles, la transition agroécologique appelle en premier lieu à l'utilisation d'une plus grande biodiversité cultivée. Une telle diversification peut être conduite à l'échelle de la parcelle, en associant différentes espèces, ou différentes variétés d'une même espèce. Nous abordons les avantages de cette diversification intra-parcellaire, en développant 5 exemples : (1) les mélanges variétaux de blé en France, (2) les populations de riz au YuanYang, (3) le colza associé à des plantes de services, (4) les mélanges d'espèces fourragères et (5) les associations céréales-légumineuses à graines. Nous discutons des avantages conférés par cette diversification sur : (i) l'optimisation et la stabilisation des productions, (ii) les interactions avec les pratiques culturales, (iii) la sélection variétale, et (iv) l'impact de ces peuplements et pratiques sur la biodiversité sauvage associée.

Mots-clés : Interactions plante-plante, Diversité intra et interspécifique, Interaction GxE, Agroécologie, Biodiversité cultivée

Abstract: Varietal mixtures and multispecies mixtures – strengths and constraints

To reduce the negative impacts of agricultural systems, the agro-ecological transition first calls for the use of greater cultivated biodiversity. Such diversification can be implemented at the field scale, mixing different species, or different varieties of the same species. We discuss the advantages of this intra-field diversification by developing 5 examples: (1) varietal mixtures of wheat in France, (2) rice populations in

YuanYang, (3) oilseed rape associated with service plants, (4) mixtures of forage species and (5) cereal and legume intercrops for grain production. We discuss the benefits conferred by this diversification on: (i) optimization and stabilization of production, (ii) interactions with cultural practices, (iii) breeding activity, and (iv) the impact of these stands and practices on associated wild biodiversity.

Keywords: Plant-plant interactions, Intraspecific and interspecific diversity, GxE Interactions, Agroecology, Crop biodiversity

Introduction

Pour réduire les impacts négatifs des systèmes agricoles intensifs sur l'environnement, l'agroécologie constitue une voie prometteuse, qui vise entre autres à substituer l'utilisation d'intrants par la mobilisation des processus naturels de régulation.

La transition agroécologique appelle en premier lieu à l'utilisation d'une plus grande biodiversité cultivée, et de fait à une plus grande diversité de conduites culturales. Cette transition impose un changement important dans les pratiques agricoles en opposition avec l'intensification qui a jusqu'à présent rimé avec simplification et homogénéisation des cultures et des pratiques (Duru et al., 2015).

Cette diversification peut être proposée à l'échelle du paysage, à l'échelle des rotations par l'intermédiaire de leur allongement et de la culture d'un plus grand nombre d'espèces (Meynard et al. 2013), mais aussi à l'échelle parcellaire (Gaba et al., 2015) en associant différentes espèces (par exemple associations céréales/légumineuses ou agroforesterie) ou différentes variétés d'une même espèce.

Nous proposons d'aborder ici les avantages attendus ou avérés de cette diversification intra-parcellaire, en résumant tout d'abord les principes agronomiques et écologiques clés. Puis, nous développerons cinq exemples qui illustrent différents niveaux de complexité en terme de diversification parcellaire. Enfin, nous concluons sur les difficultés soulevées par cette diversification, aussi bien pour l'agriculteur que pour d'autres acteurs de la filière, et nous soulignerons les travaux et évolutions nécessaires en matière de pratiques et d'organisation des filières.

1. Avantages attendus par la diversification intra-parcelle

Le débat sur le lien entre biodiversité et services écosystémiques a motivé de nombreuses expérimentations et travaux théoriques en écologie. Deux hypothèses non exclusives ont été proposées pour expliquer les propriétés des écosystèmes :

- **L'hypothèse de dominance** (Grime, 1998), qui postule que les effets des espèces dans un écosystème sont proportionnels à leur abondance, et donc que les caractéristiques des espèces dominantes sont les plus influentes ;
- **L'hypothèse de complémentarité** (Tilman et al., 1997), qui propose que la diversité a une influence forte sur l'écosystème, par des mécanismes de complémentarité d'utilisation des ressources et d'effet d'échantillonnage (voir ci-dessous).

De nombreuses études ont illustré l'impact positif de la biodiversité sur le niveau et la stabilité de production d'un écosystème (Allard, 1961 ; Rasmussen et al., 1967 ; Tilman et al., 1996 ; Hockett et al., 1983 ; Hector et al., 1999), notamment face aux aléas climatiques (Lesica et Allendorf, 1999 ; Tilman et al., 2001). Le lien entre biodiversité et services est encore largement débattu. Une méta-analyse récente montre que la biodiversité est généralement positive pour la productivité de nombreuses communautés (Plas, 2019). Cependant, plusieurs travaux montrent aussi que la relation entre

biodiversité et productivité n'est pas une généralité, et que les caractéristiques des espèces ou individus d'une communauté peuvent être plus importantes que la diversité *per se* (par ex. Wasof et al., 2018).

Sous l'hypothèse de complémentarité, plusieurs mécanismes non exclusifs peuvent expliquer l'impact positif de la biodiversité (Barot et al., 2017 ; Figure 1) :

- **La complémentarité d'acquisition** : différentes espèces/variétés utilisent des ressources de façons distinctes dans le temps ou l'espace (complémentarité de niches) ;
- **La facilitation/synergie** : différentes espèces/variétés peuvent interagir positivement, et permettre une meilleure utilisation des ressources ;
- **L'effet d'échantillonnage et de sélection** : plus il y a d'espèces/variétés, plus il y a de chances que l'une d'elles soit particulièrement adaptée aux conditions locales, et par sélection la ou les espèces/variétés les plus adaptées verront leurs fréquences augmenter dans la communauté, entraînant ainsi une croissance de productivité globale ;
- **La redondance entre espèces/variétés** : assurant une fonction donnée dans la communauté elle permet de maintenir cette fonction lorsqu'un stress pénalise certaines des espèces/variétés, et donc stabilise la production.

Un dernier effet attendu de la biodiversité est la possibilité de délivrer des bouquets de services plus larges (Hector et Baghi 2007). En effet, les différentes espèces d'une communauté présentent une diversité de traits et de fonctions, et peuvent donc fournir plus de services. Par exemple, la fixation symbiotique de l'azote est négligeable chez les céréales, mais l'association avec une légumineuse permet de bénéficier de ce service. La biodiversité cultivée peut également favoriser le maintien de la biodiversité sauvage associée à l'agroécosystème (Vandermeer et al., 1998 ; Malézieux et al., 2009), biodiversité qui peut en retour fournir d'autres services comme la régulation des bioagresseurs par les auxiliaires.

Les systèmes de production traditionnels sont généralement basés sur une forte diversité d'espèces et de génotypes à l'intérieur de la parcelle. A l'inverse, l'intensification agricole a conduit à la généralisation des cultures pures dans lesquelles le peuplement n'est plus une communauté mais un unique génotype répété dans la parcelle. Cette intensification, en standardisant et optimisant les performances variétales et les conduites culturales a permis d'importants gains de productivité, mais avec des conséquences non négligeables sur l'environnement. Nous allons voir au travers des exemples qui suivent les différents degrés de diversification intra-parcellaire qui s'offrent comme alternatives aux agriculteurs.

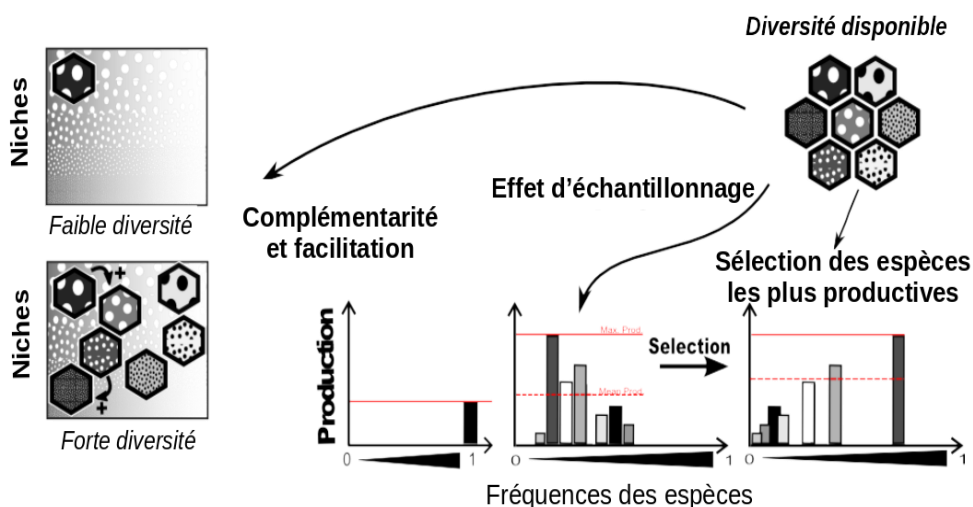


Figure 1 : Mécanismes à l'origine de la relation entre biodiversité et services écosystémiques (adapté de Barot et al., 2017).

2. Diversification intra-spécifique : les associations variétales

Premier niveau de diversification, l'association de variétés différentes lors du semis est une pratique qui gagne du terrain en France notamment chez le blé. Avant le développement des entreprises de sélection au début du XX^{ème} siècle, et l'utilisation de variétés fixées qui s'en est suivi, les agriculteurs utilisaient des variétés-populations, composées de multiples génotypes qu'ils multipliaient et maintenaient à la ferme. Cette diversité génétique intra-spécifique présente différents intérêts, illustrés ci-après par l'exemple des mélanges variétaux de blé en France et des populations traditionnelles de riz en Chine.

2.1 Exemple 1 : Les mélanges de blé en France

Déjà mentionnés par Darwin dans « L'origine des espèces » (Hector and Hooper 2002), les mélanges de variétés ont fait l'objet de nombreuses études chez différentes espèces. Les phytopathologistes se sont ainsi très tôt penchés sur l'intérêt des associations variétales, étudiant l'impact de la diversité intra-spécifique sur le développement des maladies. En France Claude Pope de Vallavieille a été à l'origine des premiers travaux sur la résistance aux rouilles des associations variétales de blé, démontrant une résistance accrue lorsque l'association comporte une fréquence suffisante de variétés résistantes. Cette résistance s'explique par des phénomènes de complémentarité entre variétés, avec des effets de barrières à la dispersion et à la germination des spores, de compensation entre plantes saines et attaquées, et de sélection disruptive limitant l'adaptation des populations (Mundt et al. 2002). Malgré ces intérêts démontrés, la progression de l'utilisation des associations variétales de blé est très récente en France, mais elle est remarquable, passant de 2% des surfaces en 2010 à plus de 8% en 2018.

La conception et l'évaluation des associations variétales est actuellement une pratique essentiellement portée par les agriculteurs et quelques conseillers agricoles. Ces échanges entre praticiens sont un levier puissant pour faire évoluer les pratiques sur le terrain et permettent ainsi une adaptation rapide aux changements du contexte de production. Développer cette conception/évaluation décentralisée et participative a été au cœur d'un exercice d'idéotypage du projet ANR Wheatamix, qui pendant trois années, a proposé des assemblages variétaux et mesuré leurs performances auprès de 30 agriculteurs du bassin parisien, en partenariat avec 6 chambres d'agriculture et un groupement d'agriculteurs.

Le projet a tout d'abord cherché à identifier les motivations des agriculteurs à associer des variétés dans une même parcelle. Une analyse des discussions sur trois forums agricoles (ACE, Agricoöl, Agriavis) et une enquête auprès d'une cinquantaine d'agriculteurs cultivant des associations variétales ont montré que cette pratique était associée à une volonté de : (i) sécuriser le rendement, (ii) réduire les intrants de synthèse et (iii) simplifier la gestion au sein de l'exploitation.

Il est important de noter ici que les agriculteurs cherchent moins à accroître leur rendement qu'à le stabiliser et qu'ils considèrent les associations variétales comme une voie intéressante pour cultiver plus de variétés sans alourdir la gestion à l'échelle de l'exploitation. Ainsi, l'évaluation classique des associations qui consiste à comparer leur production à la production moyenne des variétés qui les constituent n'apparaît pas totalement pertinente car un agriculteur ne cultiverait généralement pas l'ensemble de ces variétés pures. Par ailleurs, les maladies progressant moins rapidement dans une association que dans une variété pure, l'agriculteur dispose de plus de temps pour traiter dans les conditions météorologiques optimales.

Il existe cependant quelques risques associés à la pratique de ces mélanges principalement liés à la gestion de la qualité des grains à la récolte. En effet, si les conditions sont défavorables, une variété sensible à la germination sur pied peut dégrader la qualité de toute une association et ainsi impacter fortement la valeur du produit récolté. Il est donc primordial de disposer de règles pour l'assemblage des variétés pour éviter ce genre d'écueils. De telles règles existaient préalablement au projet Wheatamix et étaient centrées sur la combinaison de résistances variétales pour limiter l'impact des rouilles. Ces règles conseillaient également d'associer des variétés de hauteur et de précocité

équivalentes de façon à ne pas favoriser certaines variétés et ainsi conserver un équilibre entre variétés dans le mélange récolté.

L'animation d'ateliers d'idéotypage dans lesquels ont échangé des agriculteurs, des conseillers agricoles et des chercheurs, a permis de proposer et discuter de nouvelles règles d'assemblage répondant à de nouveaux objectifs (par exemple accroître la résistance aux stress hydrique et azoté...) tout en prenant en compte la faisabilité technique et éventuellement en les adaptant à des contextes de production particuliers. Les règles ainsi proposées à l'issue de ces ateliers ont conduit dans certains cas à introduire une hétérogénéité maîtrisée des précocités en début de cycle pour limiter l'impact de certains stress précoces (hydriques ou azotés) peu prédictibles. Les échanges ont également permis de soulever de nouvelles questions, comme par exemple l'interaction entre résistance et port des variétés en mélanges (Vidal et al., 2017), ou l'assemblage de variétés aptes à compenser des stress précoces ou tardifs.

L'utilisation de ces règles d'assemblage avec les agriculteurs a abouti à des mélanges spécifiques à chaque agriculteur en fonction de son contexte de production. Ces mélanges ont ensuite été évalués dans un dispositif mixte combinant des essais en micro-parcelles classiques à deux ou trois répétitions et des essais « en bandes » non répétées chez les agriculteurs.

Lors de l'évaluation agronomique, dans plus de 70 % des cas les associations variétales ont eu un rendement supérieur à la moyenne de leurs composantes cultivées en culture pure (Figure 2-haut). Ce gain n'est pas systématiquement recherché par les agriculteurs et il est intéressant de remarquer que l'avantage le plus fort a été obtenu en 2016, année présentant des rendements bien plus faibles qu'en 2015 ou 2017 du fait de la forte pression de maladies. Des avantages au mélange plus nets ont également été mesurés dans le contexte limitant de l'agriculture biologique (moyenne de +4.8% sur 17 mélanges, Forst 2018). Plus que le gain de rendement par rapport à la moyenne, l'intérêt des associations concerne la gestion du risque. Or, on observe dans la Figure 2-bas que dans plus de 90% des essais le rendement du mélange excède celui de la moins bonne composante. Les associations confirment ici leur capacité à limiter l'impact des maladies et des stress abiotiques et par ce biais à stabiliser la production.

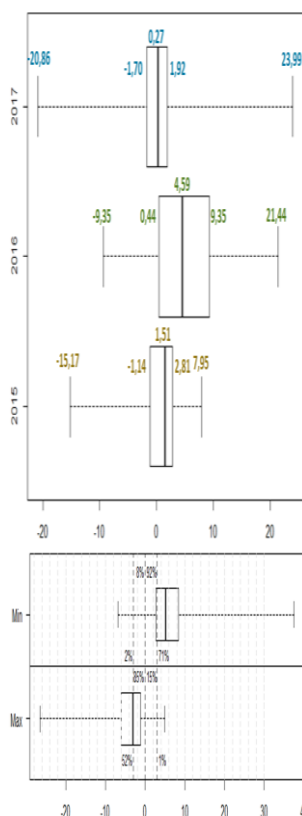


Figure 2 : Haut : différence entre le rendement du mélange de variétés et de la moyenne des variétés pures en fonction des années (en % du rendement moyen des variétés pures). **Bas :** différence entre le rendement du mélange de variétés et de la meilleure variété pure (Max) ou de la moins bonne variété pure (Min). Cette figure montre que les mélanges variétaux ont une performance légèrement supérieure à la moyenne de leurs composantes, mais surtout qu'ils garantissent une meilleure performance par rapport à leur moins bonne composante.

La qualité des blés produits est aussi une préoccupation importante des agriculteurs. Sur ce point, nous avons pu montrer que les rendements en protéines étaient maintenus en mélange. Plus intéressant, il semble que mélanger des variétés puisse améliorer la qualité boulangère des grains par rapport aux variétés pures. Ce dernier résultat, qui reste à confirmer sur un plus grand nombre de mélanges, laisse à penser que le mélange permet de combiner dans une parcelle les caractéristiques intéressantes de différentes variétés ou d'ainsi nuancer les défauts de chacune.

Enfin, il a été montré que les mélanges de variétés de blé avaient un impact significatif sur les communautés sauvages associées. Ainsi, la comparaison en condition d'agriculture biologique de parcelles semées alternativement d'une variété pure et d'un mélange hétérogène de variétés et populations a révélé que les communautés de plusieurs taxons d'arthropodes (collembolles, araignées, carabes prédateurs) étaient plus diverses dans le mélange (Chateil et al., 2013). Dans le projet Wheatamix, l'étude de 72 mélanges d'un panel de 16 variétés a révélé des effets plus modestes mais néanmoins positifs de la diversité des associations sur la prédation des pucerons et sur l'abondance de certains arthropodes ou certains microorganismes du sol (Dubs et al., 2018 ; Hugoni et al., 2019).

2.2 Exemple 2 : Les mélanges de riz en Chine

Les terrasses chinoises du YuanYang (Figure 3-gauche) constituent un exemple emblématique d'agrosystème durable basé sur l'utilisation d'une biodiversité cultivée élevée. Dans cette région montagneuse du sud-est du Yunnan, les rizières en terrasse procurent la principale source de subsistance pour la population locale. Dans cet agrosystème qui existe depuis plus de 1300 ans (Yuan et al., 2014) et où cohabitent des minorités ethniques différentes, une remarquable diversité du riz est maintenue (Xu et al., 2009 ; Jiao et al., 2012). Le système de production est articulé autour du triptyque « forêt-village-terrasse » (Figure 3-gauche) à savoir que les parcelles de chaque agriculteur sont dispersées dans toute la zone cultivée par le village pour rendre équitable le partage de l'eau et l'éloignement.

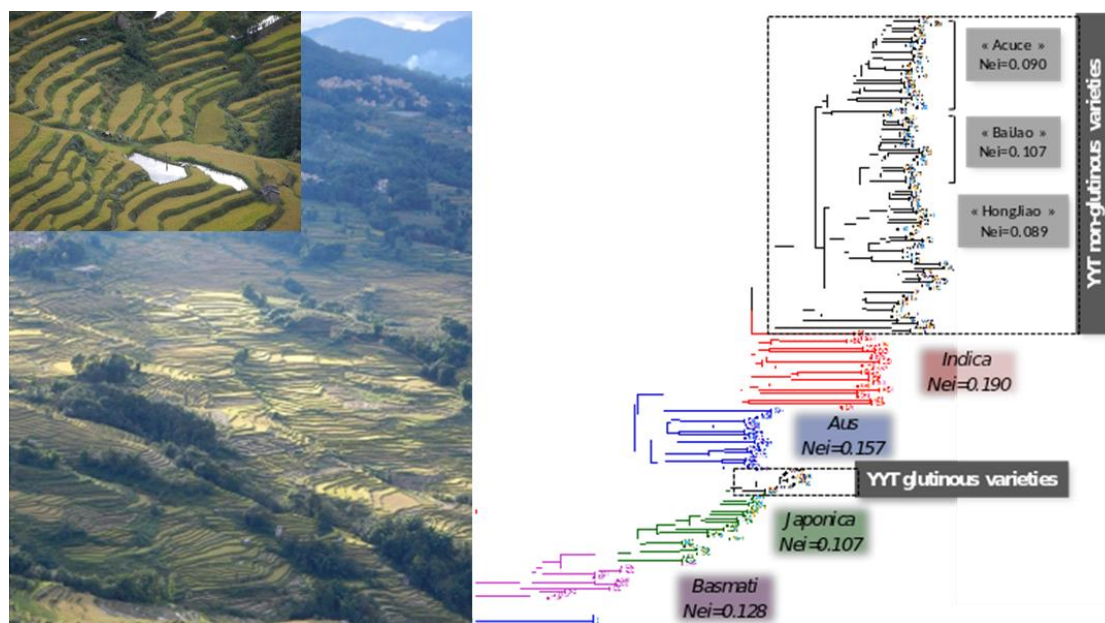


Figure 3 : Gauche : Structure du paysage dans les terrasses du YuanYang (Crédit photo: E. Fournier). **Droite :** Diversité génétique de Nei dans les variétés de riz non gluant (non-glutinous) et gluant (glutinous) du YuanYang (YYT, en noir ; non-glutinous : riz non gluant ; glutinous : riz gluant), calculée sur 5000 SNP) et comparée à une collection mondiale de différentes sous-espèces de riz (en couleurs). La majorité des variétés du YuanYang sont génétiquement apparentées au riz mondiaux indica, mais quelques variétés de type japonica sont également cultivées dans la zone. Chaque variété est composée de génotypes différents (le nom des variétés est indiqué entre guillemets).

Le niveau élevé de biodiversité cultivée se décline à différentes échelles (Figure 3-droite). D'une part, des variétés appartenant aux deux sous-espèces japonica et indica sont co-cultivées dans la zone, alors qu'ailleurs dans le monde ces deux sous-espèces sont rarement trouvées dans les mêmes agrosystèmes. D'autre part, le nombre de variétés traditionnelles (majoritairement de type indica) est remarquablement élevé avec jusqu'à 140 variétés différentes recensées dans l'ensemble du district (une vingtaine dans notre zone d'étude entre 2009 et 2018). Enfin, les variétés traditionnelles sont des variétés « populations », composées de différents génotypes génétiquement apparentés.

Ce système traditionnel est fondé sur une économie non marchande où les agriculteurs utilisent leur production pour leur consommation et leur stock de semence, et acquièrent de nouvelles semences par échange. Sur le plan social, le maintien du fort niveau de diversité cultivée repose sur deux règles simples : (1) l'échange de semence n'est jamais refusé à quiconque le demande et (2) les agriculteurs décident individuellement quelle semence ils utiliseront pour la saison à venir en se basant essentiellement sur l'observation de l'état de leurs parcelles et celles de leurs voisins. Ces règles d'échange et d'allocation conduisent à un paysage variétal hautement hétérogène dans l'espace et dans le temps, susceptible de contraindre l'évolution des pathogènes. Or certaines variétés de riz sont toujours utilisées depuis près d'un siècle, et aucune crise sanitaire majeure n'a été rapportée, ce qui laisse à penser que les résistances présentes dans les variétés sont durables dans cet agrosystème. La forte diversité cultivée maintenue à différentes échelles peut-elle contraindre l'évolution des pathogènes et ainsi, constituer un levier pour la gestion durable des maladies ? Nous avons testé cette hypothèse en étudiant l'interaction du riz avec le champignon *Pyricularia oryzae*, agent pathogène responsable de la pyriculariose, maladie dévastatrice pouvant causer des pertes importantes dans certains contextes.

Nous avons d'abord montré que la co-culture des riz japonica et indica dans l'agrosystème du YuanYang a conduit à une adaptation locale des populations de *Pyricularia oryzae* sur ces deux sous-espèces (Liao et al., 2016). *P. oryzae* forme deux clusters génétiques différenciés dont les souches prélevées sur riz indica n'attaquent pas les riz japonica et inversement. Cette adaptation locale est causée par les systèmes immunitaires contrastés des riz japonica et indica. En effet, les riz indica possèdent beaucoup de gènes de résistance spécifique et un faible niveau de défense préformée quantitative, alors que c'est l'inverse pour les riz japonica. Ceci contraint l'évolution du contenu en effecteurs et gènes d'virulence des populations de pathogènes sur chaque type d'hôte, et conduit à une spécialisation locale des populations sur leur hôte d'origine. Le mélange, dans le parcellaire, de variétés ayant des systèmes immunitaires contrastés permet donc de réduire l'impact de la pyriculariose à l'échelle du paysage, par dilution de l'inoculum. Nos travaux montrent également que la très forte diversité intra- et inter-variétale des variétés traditionnelles indica cause cette fois une adaptation non optimale des populations de *P. oryzae* à ces variétés. En effet, les populations sont contraintes à être généralistes et donc sub-optimales, ce qui empêche l'émergence de génotypes spécialistes très agressifs.

Enfin, cet agrosystème subit depuis quelques temps une perturbation liée à l'introduction d'une variété de riz améliorée dont la base génétique est plus étroite. Les semences de cette variété sont distribuées gratuitement et la production est ensuite rachetée pour être vendue à l'échelle nationale. Les nouvelles opportunités économiques ainsi créées ont conduit de nombreux agriculteurs à adopter massivement cette variété, et nous avons constaté une transition de certains villages vers ce système de production plus moderne. La conséquence immédiate est : (i) une baisse locale de la biodiversité cultivée dans le village et intra-parcellaire, (ii) une augmentation de la maladie sur les deux types de variété et enfin (iii) une réduction de la diversité génétique des populations de *P. oryzae* sur la variété moderne.

Le cas des rizières en terrasses du YuanYang montre donc que dans un système traditionnel où les semences sont considérées comme un bien commun, la biodiversité cultivée peut être maintenue à un niveau très élevé permettant ainsi un contrôle efficace et durable des maladies. Les mécanismes éco-évolutifs sous-jacents reposent sur l'évolution des interactions plante-pathogène dans des environnements très hétérogènes, qui permet l'établissement d'un équilibre co-évolutif dynamique de

type « guerre des tranchées » dans lequel l'émergence de génotypes spécialistes hautement adaptés est empêchée. La diminution locale de biodiversité cultivée perturbe cet équilibre et génère des problèmes sanitaires. Une meilleure compréhension à l'échelle moléculaire des gènes fongiques et végétaux impliqués dans ces interactions, et de leur dynamique co-évolutive dans les populations du YuanYang, est nécessaire pour déterminer l'échelle optimale à laquelle la biodiversité doit être maintenue pour optimiser le contrôle épidémiologique et évolutif de maladies. Grâce aux outils de la modélisation, une telle étude de cas pourra ensuite être utilisée pour tester de nouvelles stratégies de déploiement des résistances dans d'autres contextes.

3. La diversification interspécifique avec des plantes compagnes - Exemple 3 : le cas du colza associé

3.1 La durabilité du colza en question

Le colza représente 65% des surfaces en oléoprotéagineux en France (Agreste, 2018). Sa superficie est passée de 0,4 Mha en 1980 à 1,4 Mha en 2017. Cette très forte augmentation, liée en partie à l'essor de la filière biodiesel et aux effets précédents intéressants pour le blé, s'est accompagnée dans l'est du bassin de la Seine, par l'accroissement des rotations colza/blé/orge, au détriment de rotations plus longues et plus diversifiées (Schott et al., 2010). Cette étude montre également une augmentation des traitements phytosanitaires sur le colza avec l'augmentation du pourcentage de la sole en colza dans la région. Actuellement, le colza présente l'Indice de Fréquence de Traitement (IFT) le plus important parmi les céréales et oléoprotéagineux (IFT moyen de 6,5 avec les IFT herbicides et insecticides les plus élevés ; Agreste, 2018).

La durabilité de la culture du colza est donc remise en question par des problèmes agronomiques importants (forte pression de bioagresseurs : adventices, insectes) et une forte dépendance aux intrants (azote et pesticides). Le recours aux plantes de services représente donc une réelle alternative pour produire du colza en réduisant l'utilisation d'intrants chimiques (Verret et al., 2017b). Une plante de services, également appelée plante compagne, est une espèce non récoltée qui est implantée avant, pendant ou après une culture de vente et qui partage avec elle une période significative de son cycle. Une plante de services n'est donc pas cultivée avec un objectif direct de production, mais bien pour fournir des services à la culture principale, tels que le contrôle des mauvaises herbes et des ravageurs ou l'amélioration de la fertilité des sols le tout contribuant à réduire les pertes de rendement (Liebman et Dyck, 1993).

Des associations entre du colza et des plantes compagnes sont étudiées depuis 2008 à la fois par Terres Inovia, des chambres d'agriculture, des coopératives, des semenciers, et l'INRA (Valantin-Morison et al., 2014). Dans le cadre du projet CASDAR ALLIANCE (2014-2017), quatre actions de recherche ont été menées sur ce sujet (Valantin-Morison et al., 2019) : (1) une revue des connaissances actuelles sur les plantes de services, (2) l'analyse d'une banque d'essais sur le colza associé à l'échelle nationale, (3) le test d'itinéraires techniques et (4) la conception d'un prototype d'outil pédagogique pour le choix des espèces à associer au colza. Nous présentons ici une synthèse des principaux résultats de ces travaux de recherche.

3.2 Effets des plantes de services sur le colza

La culture du colza avec des plantes de services gélives semées simultanément a été proposée comme moyen de réduire l'utilisation de pesticides et d'engrais (Cadoux et al., 2015 ; Lorin et al., 2016, 2015). Le principe étant que le colza et la plante de services se développent ensemble jusqu'à ce que la plante de services soit détruite par le gel ou par un herbicide au cours de l'hiver. À l'automne, la plante de services assure une meilleure couverture du sol et limite le développement des adventices (Cadoux et

al., 2015 ; Liebman et Dyck, 1993 ; Lorin et al., 2015 ; Verret et al., 2017). De plus, la présence d'une grande quantité de biomasse de la plante de services peut réduire les dommages causés par les insectes ravageurs à l'automne, probablement par confusion visuelle et/ou olfactive (Cadoux et al., 2015).

Au printemps, le colza achève son cycle seul, comme un colza conventionnel. Pendant cette période, il bénéficie de la minéralisation des résidus de la plante de services qui contribuent à sa nutrition azotée (Cadoux et al., 2015 ; Lorin et al., 2016). Les légumineuses sont considérées comme de bonnes candidates à associer au colza car elles produisent de la biomasse et font concurrence aux mauvaises herbes mais sans trop concurrencer la culture principale pour l'azote du fait de leur capacité à fixer l'azote de l'atmosphère (Corre-Hellou et al., 2011 ; Hauggaard-Nielsen et al., 2001). Plusieurs légumineuses, comme la féverole, la lentille, la vesce et le trèfle d'Alexandrie, ont donc été testées ainsi que d'autres espèces (Cadoux et al., 2015 ; Lorin et al., 2016, 2015).

Une méta-analyse réalisée par Verret et al. (2017a) montre que l'association d'une culture de rente avec une plante compagne permet un gain de rendement dans 52% et 34% des observations respectivement par rapport aux cultures pures non-désherbées et désherbées du fait principalement de la réduction de la biomasse d'adventices de 56% et 42% respectivement.

Verret et al. (2017b) ont analysé 79 essais effectués dans le nord de la France (2009 à 2015), avec 16 espèces légumineuses et 4 espèces non-légumineuses associées au colza (seules ou en mélange d'espèces). Six modalités ont été étudiées (Figure 4) : (1) féverole, (2) féverole-lentille, (3) gesse commune-fenugrec-lentille, (4) lentille, (5) pois protéagineux et (6) vesce commune-vesce pourpre-trèfle d'Alexandrie. En terme de biomasse en entrée hiver, le pois est l'espèce la plus productive, suivi de la féverole et du mélange féverole-lentille qui produisent significativement plus de biomasse que la lentille et que le mélange gesse-fenugrec-lentille. Les colzas associés sont plus petits que les colzas seuls avec une biomasse réduite de 18% en association avec des légumineuses et de 56% en association avec des non-légumineuses. Ainsi, plus la plante de services produit de biomasse, plus elle concurrence le colza. Par cette compétition, les non-légumineuses réduisent aussi l'INN (Indice de Nutrition Azotée) de 7% des colzas associés, et diminuent fortement leur rendement (de 5 à 10 quintaux/ha). Les légumineuses n'ont pas d'impact en moyenne sur l'INN à l'exception de la féverole et du pois qui augmentent ce dernier de 6% et 3% respectivement, avec une augmentation du rendement du colza de 1,6 quintal/ha pour la féverole. Vis à vis des adventices, les non-légumineuses et les légumineuses ont permis une réduction significative en entrée hiver, respectivement de 52% et de 38%. Féverole et le mélange féverole-lentille ont montré les meilleures performances globales. A l'inverse, le pois exerce une compétition souvent trop forte sur la croissance en biomasse du colza pouvant impacter légèrement le rendement final.

En 2014-2015, 13 essais ont été menés pour évaluer deux conduites : (1) bas niveau d'intrants et (2) sans réduction d'intrants avec comme plante compagne le trèfle d'Alexandrie ou un mélange de féverole de printemps-vesce pourpre-trèfle d'Alexandrie (Valantin-Morison et al., 2019). En moyenne, la conduite bas niveau d'intrants augmente la marge semi-nette de la culture de colza par rapport au colza seul alors que la conduite sans réduction d'intrants a tendance à la dégrader et ce quel que soit le scénario de prix de vente du colza et des intrants. Les critères sociaux, relatifs à la pénibilité du travail (nombre de passages de tracteurs et nombre d'heures de travail) sont améliorés par la conduite à bas niveau d'intrants mais dégradés en absence de réduction d'intrants par rapport au colza seul. La plupart des critères environnementaux sont améliorés par la conduite à bas niveau d'intrants et dégradés par la conduite sans réduction d'intrants. Enfin, l'itinéraire technique sans réduction d'intrants parvient à augmenter la production mais en dégradant tous les autres indicateurs de performances.

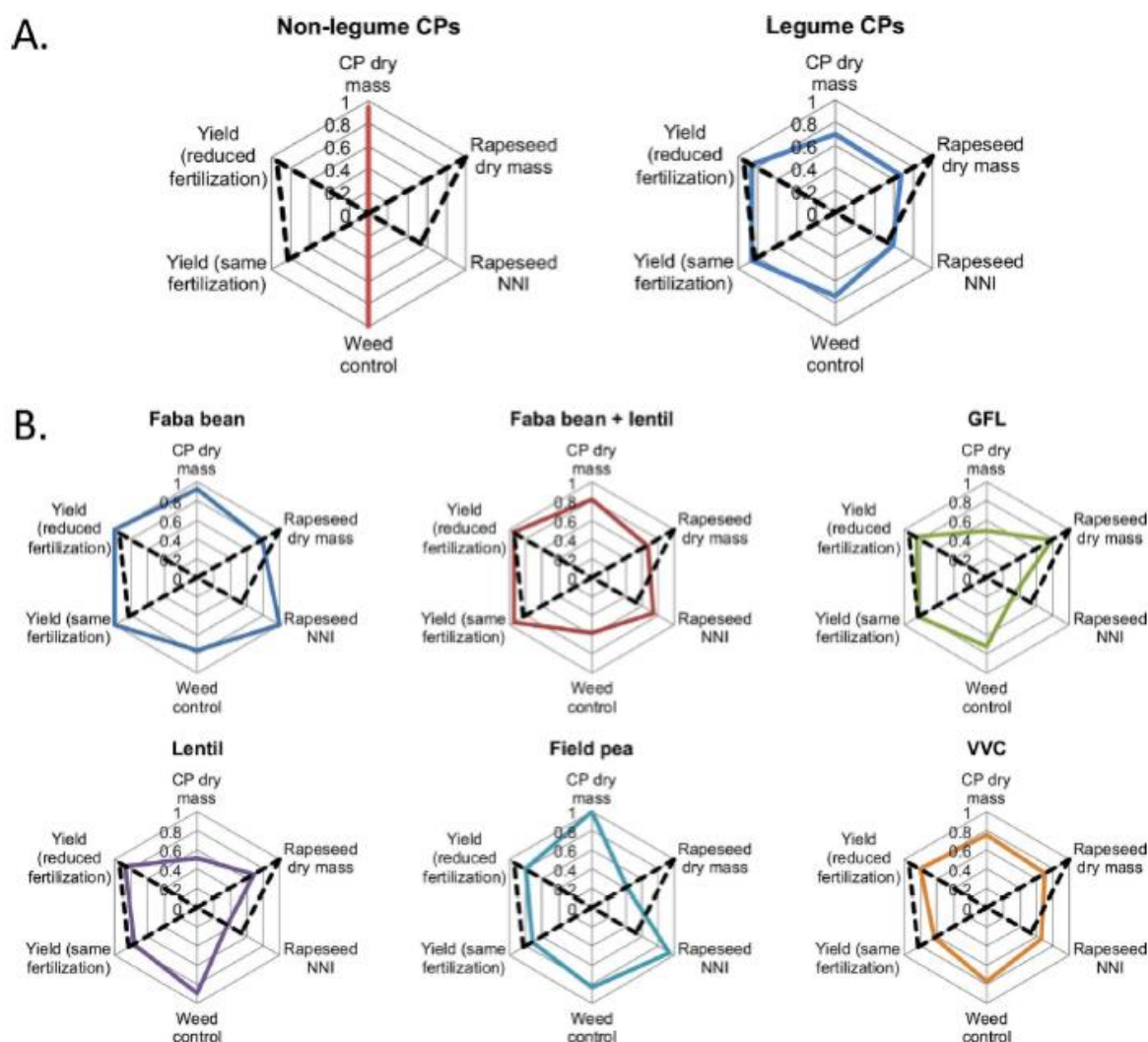


Figure 4 : Rendement, biomasse et INN du colza en culture pure (trait plein) et en association (trait discontinu) pour **A :** différentes familles de plantes de services et **B :** différentes espèces de plantes de services (Verret et al., 2017b).

3.3 Outil d'aide au choix des espèces à associer au colza

Un outil à la double finalité opérationnelle et pédagogique a été co-construit en mobilisant les futurs utilisateurs, dans le but d'agréger et de rendre disponibles aux agriculteurs, techniciens et étudiants les connaissances scientifiques et expertes sur le colza associé. Il s'agit d'un outil d'aide au choix de plantes de services à associer au colza (CAPS¹) pour atteindre plusieurs services (régulation des adventices et des ravageurs, fourniture en azote, double production) dans un contexte agronomique donné, dépendant des pratiques de l'agriculteur et des conditions pédo-climatiques (Médiène, et al., 2016).

Le développement de l'outil a été basé sur des ateliers de co-conception avec des praticiens, conseillers de chambres d'agriculture, semenciers et ingénieurs d'instituts techniques. L'élaboration de l'outil a suivi les étapes suivantes :

- **Recensement des outils existants et des besoins des utilisateurs ;**

¹ <https://www6.versailles-grignon.inra.fr/agronomie/Recherche/Regulations-biologiques/Projet-CASDAR-Alliance/Caps-Colza-associe>

- **Mobilisation de l'approche fonctionnelle pour décomposer les services attendus** en fonctions (processus) et traits (caractéristiques) qui permettent aux plantes de réaliser les services, mais aussi les conditions agro-pédo-climatiques qui sont susceptibles d'impacter les performances des espèces. Les relations « traits-fonctions-services » ont été caractérisées par une étude bibliographique combinée à la consultation d'experts (e.g. conseillers de chambres d'agriculture et ingénieurs d'instituts techniques) lors d'ateliers participatifs ;
- **Elaboration d'un modèle hiérarchique DEXI** qui agrège les critères depuis les traits des plantes jusqu'aux services pour donner une note de réalisation des services aux plantes de services considérées ;
- **Création d'une base de données** compilant les traits des plantes de services qui servent, en plus des données concernant la parcelle (renseignées par l'utilisateur), de données d'entrée dans l'arbre DEXI. En sortie, l'outil CAPS permet de classer les espèces en fonction de leur potentiel de réalisation des quatre services, et a pour objectif d'explicitier les relations entre les traits des plantes et la réalisation des services.

4. La diversité génétique pour les mélanges interspécifiques - Exemple 4 : production de fourrage et biodiversité du sol

Les prairies temporaires sont des cultures généralement semées en mélanges d'espèces et chaque variété d'espèce prairiale abrite une diversité génétique non négligeable. Ces caractéristiques des prairies semées en font des peuplements complexes en termes de diversité, ce qui est sûrement à l'origine de leur rôle multifonctionnel dans les rotations. Les prairies semées permettent, outre la fourniture de fourrage pour les élevages, la fourniture de services écosystémiques, en particulier au niveau des sols, notamment via leur impact attendu sur la biodiversité microbienne édaphique. Peu de travaux ont étudié l'importance de la diversité génétique sur le fonctionnement des mélanges d'espèces semées. Pourtant, en raison notamment de la capacité adaptative qu'elle confère, la diversité génétique des espèces composant un mélange d'espèces peut engendrer un meilleur fonctionnement de ce mélange et une meilleure réponse en termes de production et de stabilité (Prieto et al., 2015). Dans une de nos études (Projet ANR PRAISE) qui visait à tester l'effet de la diversité génétique des espèces composant un mélange prairial de sept espèces, nous avons mis en évidence un effet positif de la diversité génétique sur le fonctionnement du mélange (Meilhac et al., 2019) ainsi que sur les communautés bactériennes du sol.

Une expérimentation en microparcelles plein champ composée de plusieurs mélanges, chacun composé de trois graminées (*Dactylis glomerata*, *Festuca arundinacea*, *Lolium perenne*) et de quatre légumineuses (*Lotus corniculatus*, *Trifolium repens*, *Trifolium pratensis*, *Medicago sativa*), a été installée en 2011 par et chez le semencier Jouffray-Drillaud (TERRENA) à Saint Sauvant (86). Les mélanges testés différaient entre eux par la diversité génétique, approchée par la diversité variétale, des espèces qui les composent. La diversité génétique des espèces entre les mélanges variait de une à six variétés par espèce (trois mélanges à une variété par espèce, un mélange à trois variétés par espèce et un mélange à six variétés par espèce). Chaque mélange était répliqué trois fois et nous avons récolté des données de production de biomasse pour chacune des espèces dans chaque microparcelle et ce pendant cinq années. La diversité bactérienne du sol par métagénomique a été analysée au cours des deux saisons après la cinquième année d'essai.

4.1 Stabilité, équilibre d'abondance des espèces et réponse à la sécheresse

Les résultats de cette expérimentation nous ont permis de mettre en évidence un effet positif de la diversité génétique des espèces sur la production de biomasse et sa stabilité au cours du temps. Alors

que durant les premiers cycles d'exploitation la production de biomasse du mélange d'espèces abritant la plus grande diversité génétique n'était pas significativement différente de celle du meilleur mélange n'abritant qu'une seule variété par espèce (Figure 5-gauche), nous avons constaté un effet positif de la diversité génétique avec le temps. En effet, avec l'âge de la prairie semée la production de biomasse tend à diminuer et nous avons observé pour l'ensemble des mélanges cette diminution. Cependant, la production de biomasse du mélange le plus diversifié génétiquement montrait des valeurs supérieures aux autres mélanges les dernières années (Figure 5-gauche) ainsi qu'une plus grande stabilité de la production sur les cinq années (coefficient de variation significativement plus faible que les autres mélanges). Ce meilleur comportement du mélange génétiquement diversifié est d'autant plus remarquable qu'à l'effet de l'âge de la prairie s'est ajouté, les dernières années, des épisodes de stress hydriques plus importants. Parallèlement à cette stabilité de la production, le mélange le plus diversifié génétiquement a permis un meilleur équilibre de l'abondance des espèces au cours des cycles d'exploitation avec en particulier le maintien de la présence non négligeable de légumineuses dans le mélange à la cinquième année (Figure 5-droite).

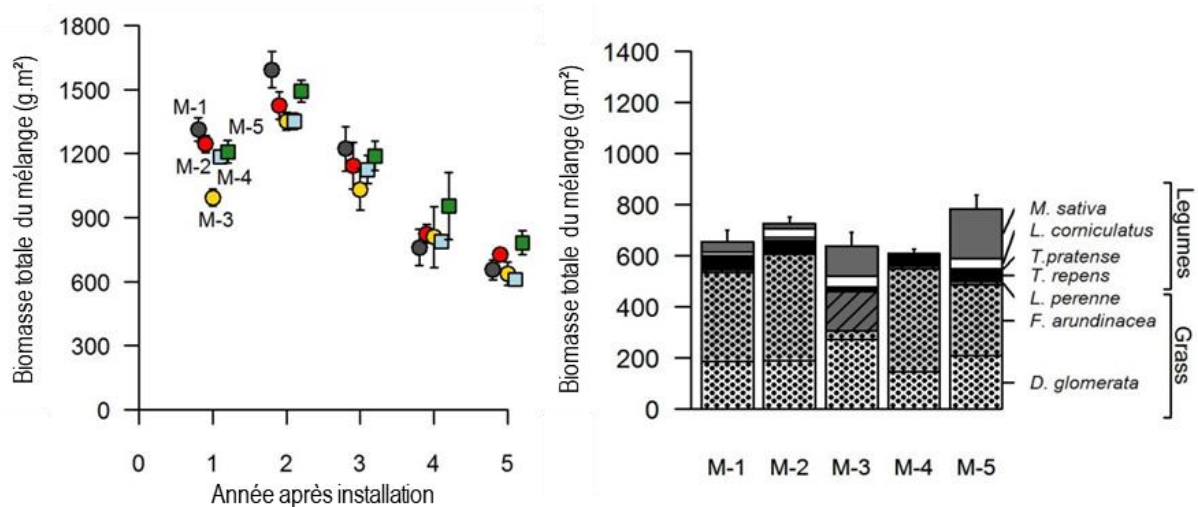


Figure 5 : Gauche : Biomasse totale cumulée annuelle pour trois mélanges prairiaux dont les espèces n'abritent qu'une (M-1, M-2, M-3) ; trois (M-4) ou six (M-5) variétés par espèce (issue de Meilhac et al, 2019). **Droite :** Biomasse par espèce cumulée de l'année 5, pour trois mélanges prairiaux dont les espèces n'abritent qu'une (M-1, M-2, M-3) ; trois (M-4) ou six (M-5) variétés par espèce (issue de Meilhac et al., 2019).

En France, de plus en plus de prairies semées le sont en mélange d'espèces (c'est déjà la situation majoritaire dans un certain nombre de pays européens) et la mise en évidence de cet effet positif de la diversité génétique des espèces sur le mélange prairial est un résultat important en raison du levier d'action qu'il constitue. Lorsqu'un agriculteur installe une prairie en mélange d'espèces un de ses objectifs est d'obtenir une production stable et une composition de fourrage équilibrée en sucres et en protéines au cours du temps. Or, dans la plupart des cas, les espèces semées initialement ne se maintiennent pas dans le mélange, en particulier les légumineuses servant d'apport protéique. La composition génétique des espèces, qui est un levier d'action de l'amélioration des plantes, pourrait donc jouer un rôle important dans le maintien des espèces au sein d'un mélange garantissant ainsi la stabilité et la qualité de ce mélange. Toutefois, il est important de préciser que la diversité génétique des espèces du mélange doit être réfléchie en particulier pour certains traits, et notamment les traits d'interaction (Litrico et Violle, 2015) qui sont impliquées dans la réponse aux pressions sélectives engendrées par le voisinage. C'est sur ce type de traits (traits d'architecture aérienne, de croissance et de phénologie) que nos variétés étaient contrastées.

4.2 Biodiversité du sol

La diversité microbienne des sols est un composant majeur des agroécosystèmes. Par exemple, elle impacte les cycles carbone/azote du sol et donc indirectement le maintien de la fertilité des sols qui est un facteur de la production des communautés végétales. Il existe donc une rétroaction entre diversité microbienne du sol, diversité et production végétale. Dans le dispositif décrit ci-dessus nous avons échantillonné des carottes de sol afin de définir, par une approche de métagénomique, la diversité bactérienne des sols des différents mélanges après cinq années d'exploitation (printemps et automne). Pour les communautés bactériennes, il y a un fort effet du mélange sur les trois niveaux taxonomiques auxquels nous nous sommes intéressés (unité taxonomique opérationnelle, ordre et phylum), ce qui traduit un fort effet du mélange sur la structure des communautés. La méthode d'ordination de type NMDS (Nonmetric Multidimensional Scaling) permet de visualiser la variabilité de la structure des communautés bactériennes suivant le type de mélange échantillonné au deux temps saisonniers. A l'aide de cette méthode nous avons pu mettre en évidence un impact plus important pour le mélange dont la diversité génétique est la plus élevée (M-5) et cela en particulier pour le niveau taxonomique des unités taxonomiques opérationnelles (Figure 6).

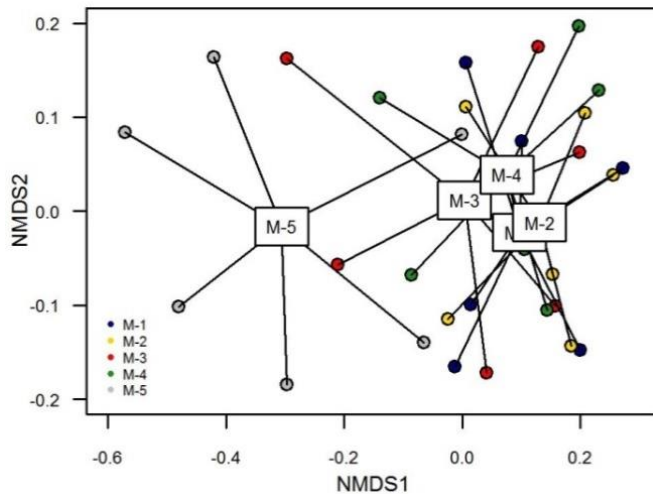


Figure 6 : Ordination (NMDS) des mélanges par niveau taxonomique opérationnelle -OTU pour les communautés bactériennes. Chaque point représente un mélange, les carrés indiquent l'identité du mélange et correspondent à la moyenne de chaque mélange sur les trois blocs et les deux saisons.

Ces résultats restent à approfondir au travers de l'analyse des données récoltées et de l'analyse des communautés fongiques. Malgré tout, ces résultats préliminaires démontrent l'impact de la diversité génétique des espèces prairiales sur les communautés bactériennes. Une des limites de notre expérimentation est qu'il nous est impossible de différencier un effet direct d'un effet indirect de la diversité génétique sur la diversité bactérienne. En effet, la diversité génétique engendre une stabilité de l'abondance des espèces dans le mélange, ainsi son effet sur les communautés bactériennes pourrait être simplement indirect car lié au maintien de cet équilibre d'abondance des espèces. La diversité fonctionnelle végétale influence la dynamique des communautés microbiennes (Spehn et al., 2000), notamment à travers la présence de légumineuses, qui génèrent plus d'azote et une plus grande richesse des exsudats, associées avec des graminées capables de produire une biomasse racinaire plus importante qui, une fois sénescente, devient une source carbone pour ces communautés microbiennes. Notre étude ne permet pas de mettre en évidence un effet direct de la diversité génétique des plantes sur les microbes du sol, mais cet effet est attendu, via notamment la diversité des interactions plantes/microbes qui peuvent être spécifiques de couples génotypes de plantes/espèces ou souches de microorganismes. Il sera donc important à l'avenir de déterminer si cet effet direct existe afin de pouvoir considérer le levier de l'amélioration des plantes pour l'optimisation des interactions diversité semée/ diversité spontanée dans les agroécosystèmes.

5. Exemple 5 : La diversification interspécifique pour la production de graines

Les associations céréale-légumineuse sont basées sur la complémentarité fonctionnelle des espèces et peuvent être considérées comme une forme d'intensification éco-fonctionnelle (Niggli et al. 2009) pour : (i) augmenter la productivité des cultures (Hauggaard-Nielsen et al., 2009b ; Lithourgidis et al., 2006 ; Qin et al., 2013), (ii) stabiliser les rendements (Hauggaard-Nielsen et al., 2009b ; Raseduzzaman et Jensen, 2017), (iii) augmenter la concentration en protéines des grains de céréale (Gooding et al., 2007), (iv) émettre significativement moins de gaz à effet de serre (Oelhermann et al., 2009 ; Naudin et al., 2014) et (v) permettre une plus grande résilience des systèmes vis-à-vis des stress biotiques qu'il s'agisse des adventices (Banik et al., 2006 ; Corre-Hellou et al., 2011) ou des ravageurs et agents pathogènes (Trenbath, 1993 ; Altieri, 1999 ; Hauggaard-Nielsen et al., 2007 ; Ratnadass et al., 2012).

Cependant, en raison de l'intensification de l'agriculture au cours des 50 dernières années (Crews et Peoples, 2004), les cultures associées sont désormais rares dans les pays européens y compris dans les systèmes d'élevage extensif (Anil et al., 1998 ; Malézieux et al., 2009) alors que les mélanges de graminées et de légumineuses sont la norme dans les écosystèmes herbagers non cultivés. Cependant, il semble y avoir un regain d'intérêt pour les cultures associées céréale-légumineuse en Europe, notamment en agriculture biologique (Anil et al., 1998 ; Malézieux et al., 2009).

5.1 Amélioration des rendements

Bedoussac et al. (2015) ont montré qu'en agriculture biologique, le rendement de l'association est presque toujours supérieur au rendement moyen des cultures pures (Figure 7a) et ce pour une large gamme de rendements (0,06 à 0,57 kg m⁻²). Ce résultat s'explique notamment par une meilleure utilisation des ressources disponibles telles que la lumière, l'eau et l'azote et confirme les résultats obtenus aussi bien en agriculture conventionnelle qu'en agriculture biologique. Par ailleurs, le rendement total des cultures associées est supérieur dans 64% des cas à celui de la céréale pure (Figure 7b) et supérieur dans 83% des cas à la légumineuse seule (Figure 7c).

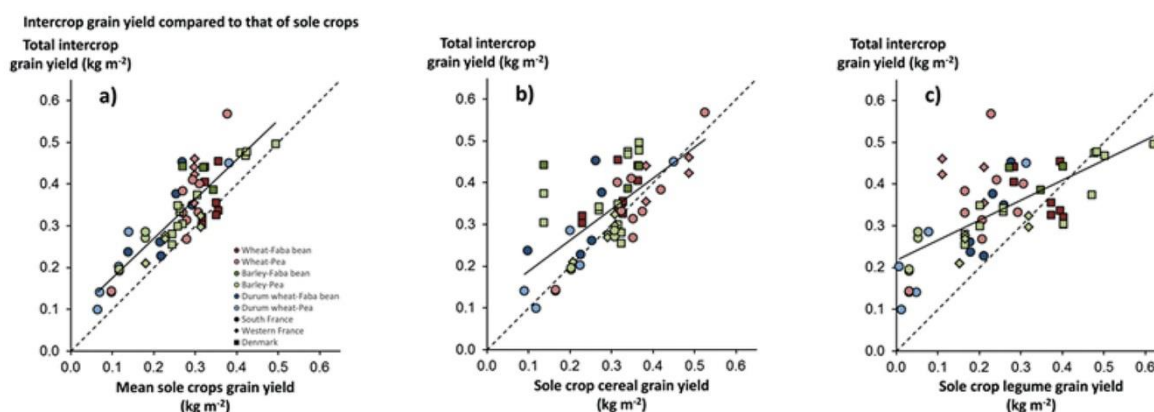


Figure 7 : Rendement total (kg m⁻²) de la culture associée (céréale + légumineuse) en fonction (a) du rendement moyen des cultures pures ($y = 0.95x + 0.08$; $R^2 = 0.74$ ***), (b) du rendement de la céréale pure ($y = 0.74x + 0.11$; $R^2 = 0.48$ ***), et (c) du rendement de la légumineuse pure ($y = 0.48x + 0.22$; $R^2 = 0.44$ ***). N = 58. Bedoussac et al. (2015).

L'avantage des cultures associées semble être plus important lorsque le rendement de l'une ou l'autre des cultures pures est assez faible, ce qui suggère que la culture associée pourrait être un moyen pour accroître et stabiliser les rendements en agriculture biologique et dans les systèmes limitants en azote. Ces résultats confirment ceux obtenus en agriculture conventionnelle et en agriculture biologique en particulier pour les mélanges céréale-légumineuse (Jensen, 1996a ; Bedoussac et Justes, 2010ab ; Hauggaard-Nielsen et al., 2009ab).

5.2 Amélioration de la teneur en protéines

Satisfaire les besoins en azote des céréales est cruciale pour obtenir un rendement et une concentration en protéines satisfaisants (Garrido-Lestache et al., 2004). Par conséquent, les céréales sont généralement fertilisées avec des niveaux élevés d'azote dans les systèmes conventionnels, mais aussi en agriculture biologique. A l'inverse, dans les systèmes à bas niveau d'azote il est difficile d'atteindre les concentrations en protéines requises par les industries agroalimentaires pour faire du pain (blé tendre) ou de la semoule et des pâtes alimentaires (blé dur).

Bedoussac et al. (2015) ont montré qu'en agriculture biologique, la concentration en protéines des grains des céréales associées est presque toujours supérieure à celle de leur culture pure respective (11,1% vs 9,8% ; Figure 8) comme cela a également été montré dans divers travaux (Jensen, 1996 ; Knudsen et al., 2004 ; Bedoussac et Justes, 2010a ; Naudin et al., 2010).

L'avantage de la culture associée est surtout visible lorsque la concentration en protéines de la céréale seule est faible ce qui correspond à des situations où l'azote disponible est limitant. Cela confirme les avantages des cultures associées dans ces conditions (Bedoussac et Justes 2010a, Figure 8a). D'ailleurs, comme l'ont montré Naudin et al. (2010), les associations blé-pois d'hiver non fertilisées peuvent produire des concentrations en protéines dans les grains de blé similaires à celles obtenues avec des blés purs fertilisés avec 18,5 g de N m⁻².

Dans le cas des légumineuses (Figure 8b), Bedoussac et al. (2015) ont montré qu'il n'y avait aucune différence dans la concentration en protéines des grains entre les cultures pures et les cultures associées (24,9% dans les deux cas). Ce résultat s'explique certainement par la capacité des légumineuses à satisfaire leurs besoins azotés par la fixation symbiotique du N₂ atmosphérique ou par le fait que la baisse de rendement de ces dernières se traduit par une diminution proportionnelle de la quantité d'azote acquise et ensuite re-mobilisée dans les grains.

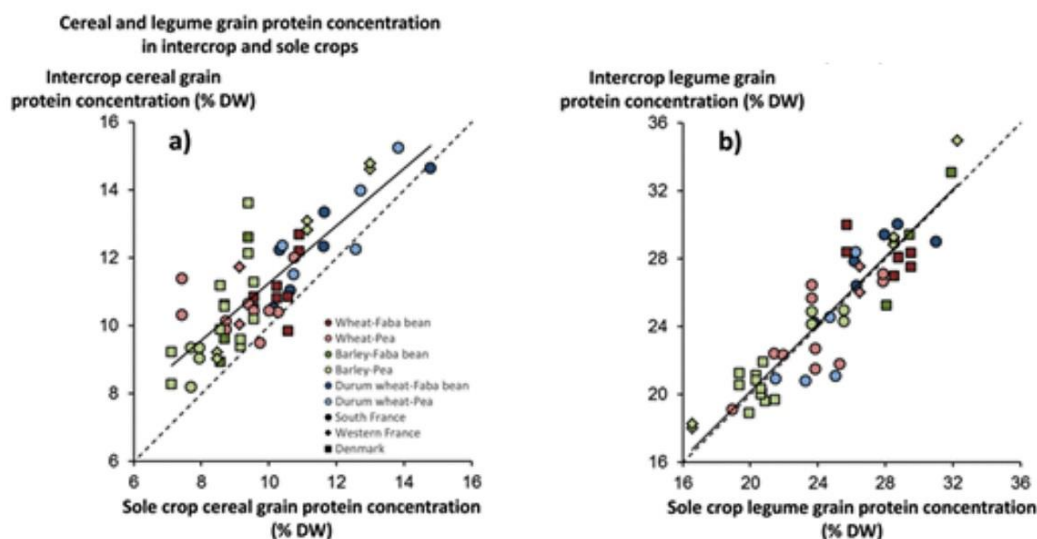


Figure 8 : Concentration en protéines dans les grains (en % du poids sec) dans les cultures associées en fonction de celle en culture pure pour (a) la céréale ($y = 0.85x + 2.77$; $R^2 = 0.69^{***}$) et (b) la légumineuse ($y = 0.99x + 0.28$; $R^2 = 0.84^{***}$). La concentration en protéines céréalières a été calculée en multipliant la teneur en azote par 6,25 pour la légumineuse et l'orge (consommation animale) et par 5,7 pour le blé (consommation humaine). N = 58. Bedoussac et al. (2015).

5.3 Performance économique

Les agriculteurs sont de plus en plus sujets aux fluctuations des prix des produits qui dépendent des marchés ce qui rend difficile la prévision de la performance économique des cultures présentes dans leurs systèmes de culture. En particulier, l'avantage économique potentiel des cultures associées dépend des prix de vente de chaque espèce associée mais aussi du différentiel de prix qui sont des éléments difficiles à obtenir dans un contexte de volatilité élevée. Par ailleurs, comme l'ont montré Gooding et al. (2007) dans le cadre d'une étude sur les associations blé tendre-féverole menée dans cinq régions d'Europe, une augmentation de la concentration en protéines dans le blé de 10 g kg⁻¹ associée à une réduction de 25 à 30% du rendement du blé peut être avantageuse sur le plan économique dès lors que la légumineuse est correctement valorisée. Viguié et al. (2018) ont quant à eux démontré l'intérêt économique des associations lentille-blé dès lors que les pertes dues à la récolte mécanique et au tri des grains dont la qualité est insuffisante pour l'alimentation humaine étaient prises en compte.

Bedoussac et al. (2015) ont montré qu'en agriculture biologique, il existe un avantage économique des cultures associées qui s'explique par l'augmentation des rendements et de la teneur en protéines de la céréale. En moyenne, la marge brute des associations était de 702 vs 577 € ha⁻¹ pour la moyenne des cultures pures (Figure 9). Ces mêmes auteurs ont mis en exergue le fait que l'avantage économique est accru les années où l'une des cultures pures a eu de faibles rendements comme en 2009 pour les pois d'hiver (0,05 kg m⁻² en moyenne). Ces résultats soulignent aussi que la variabilité de la marge brute est plus faible pour les cultures associées que pour les légumineuses seules (écart-type de 335 € ha⁻¹ contre 493 € ha⁻¹) mais supérieure aux céréales pures (246 € ha⁻¹) et légèrement supérieur à la moyenne des cultures pures (302 € ha⁻¹).

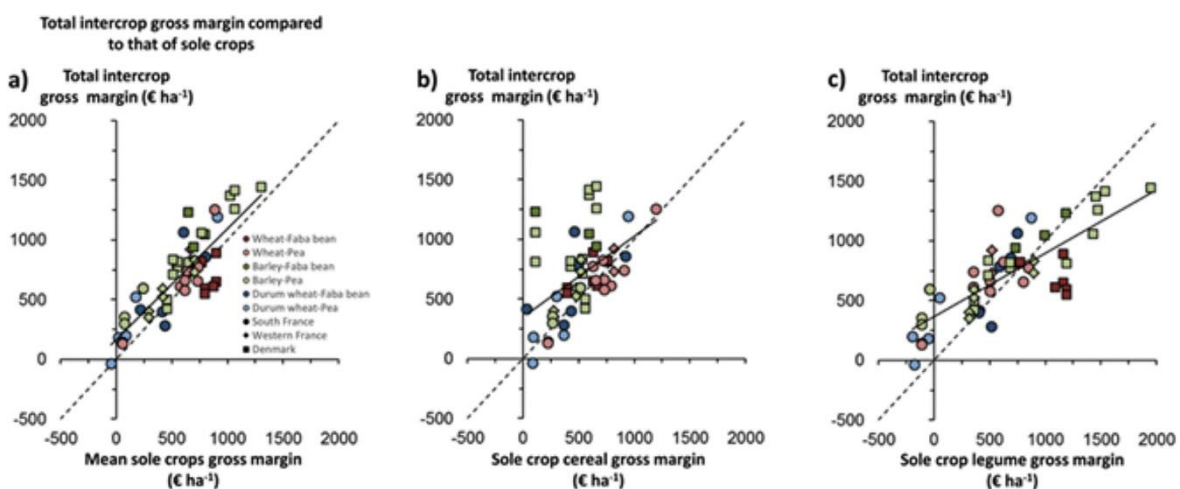


Figure 9 : Marge brute calculée en considérant le coût des semences, du tri, de la récolte et une prime qualité pour (a) la culture associée en fonction de la moyenne des cultures pures ($y = 0,93x + 166,12$; $R^2 = 0,70$ ***), (b) la culture associée en fonction de la céréale pure ($y = 0,68x + 350,09$; $R^2 = 0,25$ ***) et (c) la culture associée en fonction de la légumineuse pure ($y = 0,53x + 365,83$; $R^2 = 0,61$ ***). N = 56. Bedoussac et al. (2015).

In fine, la culture associée peut être considérée comme une forme d'assurance en particulier par rapport aux légumineuses. Cependant, les associations doivent être correctement triées après leur récolte car cela détermine si la récolte peut être vendue pour la consommation humaine ou au contraire si elle est déclassée en alimentation animale. Ainsi, le principal obstacle au développement de cette pratique réside dans la capacité à trier efficacement et à moindre coût. Cet élément pose des questions pratiques en termes de choix de machines et de réglages mais aussi vis-à-vis de la logistique des organismes collecteur-stockeur.

6. Leviers pour la diversification intra-parcellaire

Les cinq exemples détaillés précédemment illustrent différentes modalités de diversification intra-parcelle, généralement associées à des conduites à bas niveaux d'intrants de synthèse, voire en Agriculture Biologique. Associations de variétés et d'espèces ont ainsi démontré leurs intérêts agronomiques, que l'on peut résumer par : (i) une meilleure valorisation des ressources conduisant à une meilleure productivité et qualité, et (ii) une meilleure gestion des risques d'accident à l'échelle de la parcelle, notamment face aux bioagresseurs, conduisant à une plus grande stabilité des productions.

Ainsi le principal avantage des associations variétales de blé est le contrôle de certaines maladies aériennes, mais l'association permet avant tout de lisser le risque de choix variétal, car il est impossible de prédire la variété qui sera la plus performante lors de la préparation des semis. Cette pratique se développe fortement actuellement, parce qu'elle n'affecte que marginalement les pratiques culturales, tout en conférant des gains en gestion, notamment en simplifiant l'emblavement et la surveillance des parcelles.

Les associations d'espèces fourragères représentent un niveau de complexité supérieur dans le peuplement (souvent plus de 5 espèces semées), avec ici aussi des avantages démontrés sur la productivité et l'efficacité d'utilisation des ressources, et un impact modeste de cette diversité d'espèces sur la conduite des prairies semées.

L'utilisation de plantes de services ou l'association de céréales et légumineuses à graines présentent un intérêt fondamental dans la réduction de l'utilisation d'herbicides et/ou d'engrais azotés, tout en réduisant les dommages liés aux insectes ravageurs (colza associé). Elles demandent toutefois une adaptation forte des pratiques, avec une co-conduite des espèces associées, et parfois des outillages dédiés (semis/désherbage/tri à la récolte).

Après 70 ans de recherche orientée essentiellement vers l'optimisation de couverts homogènes (si on omet la situation particulière des fourrages), il faut donc maintenant développer les connaissances nécessaires à l'assemblage de ces nouvelles communautés, et à leurs conduites, tout en adaptant les filières aux spécificités de ces nouvelles pratiques. Il faut également questionner la sélection variétale, qui travaille depuis près de 100 ans pour la culture pure, et dont les variétés élitaires actuelles ne sont pas forcément adaptées à la culture en associations qu'elle soit intra ou interspécifique.

6.1 Comprendre le fonctionnement des peuplements hétérogènes

La question de l'interaction du génotype avec son environnement (GxE) est au cœur des questions actuelles des généticiens et sélectionneurs. Avec les peuplements hétérogènes, l'interaction plante-plante devient une composante clé des interactions GxE, que ce soit entre génotypes distincts d'une même espèce, ou d'espèces différentes. Ces interactions plante-plante sont à la fois directes pour la lumière ou d'autres ressources mais aussi indirectes par le biais d'organismes associés à la parcelle (pathogènes, auxiliaires des cultures, microflore du sol, adventices... (Subrahmaniam et al., 2018). La compréhension de ces interactions représente un front de science et fait l'objet d'une attention croissante de chercheurs en génétique, écophysiologie, écologie phytopathologie et agronomie.

6.2 Optimiser les assemblages de variétés et d'espèces

Les associations portent intrinsèquement un frein à leur étude et à leur optimisation, une combinatoire infernale, il existe autant d'étoiles dans la Galaxie que de manières d'assembler 5 variétés de blé inscrites au catalogue français. Il est donc impossible d'évaluer l'ensemble des combinaisons de variétés ou d'espèces dans un réseau d'essais agronomiques. Comment alors identifier les combinaisons les plus performantes, et comment sélectionner des génotypes adaptés à ces conditions ?

Une première voie est celle de l'**idéotypage**, qui demande de s'appuyer sur les connaissances des principaux processus d'interaction plante x plante et des caractéristiques variétales qui les pilotent (Litrico et Violle, 2015, approche "trait-based" de Barot et al., 2017), pour concevoir les associations les plus performantes, ou sélectionner les variétés possédant les caractéristiques les plus propices à la culture en association. Une façon d'intégrer les connaissances et d'explorer l'espace des possibles repose sur la modélisation en écologie fonctionnelle ou écophysiologie. Ainsi, différents modèles sont actuellement utilisés pour explorer les complémentarités architecturales dans les associations variétales (Lecarpentier et al., 2019 ; Barillot et al., 2019), ou encore dans les associations d'espèces (voir la synthèse de Gaudio et al. 2019). Ces modèles s'appuient aujourd'hui principalement sur les mécanismes écophysiologiques de compétition pour les ressources. Ils ont parfois été couplés à des modules épidémiologiques pour intégrer les pressions pathogènes, mais devront s'enrichir des autres niveaux d'interactions plante x plante récemment identifiés (Subrahmanian et al., 2018).

Une seconde approche proposée pour gérer cette complexité est d'estimer les **aptitudes au mélange**, par une approche statistique de génétique quantitative. L'observation d'un sous ensemble des combinaisons possibles permet ainsi d'estimer une aptitude générale ou spécifique au mélange (GMA/SMA), et de prédire les combinaisons non testées (pour les mélanges variétaux : Forst et al. 2019), sans connaissance des traits d'interaction (approche Trait-Blind, Barot et al., 2017). Suivant l'importance relative de la GMA/SMA, des méthodes spécifiques de sélection et d'assemblage sont à envisager.

6.3 Co-concevoir des variétés et des systèmes de culture

Enfin, différentes approches participatives sont envisageables pour explorer l'espace des combinaisons de variétés, d'environnements, et de pratiques (GxExM). En effet, il s'agit bien d'évaluer la performance de différentes combinaisons de variétés ou d'espèces dans des environnements et des conduites extrêmement diversifiés. Cette diversité tient notamment au fait que les associations sont souvent mobilisées dans des systèmes en agriculture biologique ou à bas niveaux d'intrants et donc potentiellement plus contrastés du fait de l'absence d'homogénéisation des milieux par l'utilisation d'intrants. L'expérimentation ou la sélection à la ferme s'avère alors une approche pertinente à développer. Ainsi l'idéotypage participatif blé décrit plus-haut a permis de co-concevoir des règles d'assemblage et un outil d'évaluation multicritère, avec lesquels les agriculteurs ont ensuite créé des assemblages variétaux adaptés à leurs situations de production. Le retour d'expérience des agriculteurs impliqués est une source d'informations importante, qui permet de réévaluer les règles d'assemblage et de mieux intégrer les conditions environnementales. Une approche similaire a été effectuée sur les fourrages et sur les plantes compagnes, avec la co-conception d'outils facilitant la conception des assemblages d'espèces (cf. CAPS, ci-dessus, ou CAPFLOR, capflor.inra.fr).

L'exemple « riz éternel » souligne également la pertinence d'une gestion in situ, à la ferme, des ressources génétiques, notamment pour la durabilité des résistances. La sélection participative est une déclinaison de cette gestion in situ, en plein développement dans les agricultures industrialisées. Ainsi le programme de sélection participative sur blé (Réseau Semences Paysannes – INRA), qui depuis 15 ans s'appuie sur le travail de sélection à la ferme des paysans, a démontré son intérêt pour développer de nouvelles populations adaptées aux conditions de l'agriculture biologique (Dawson et al., 2011 ; Rivière et al., 2015) si bien que certaines de ces populations sont actuellement utilisées dans le cadre de la dérogation pour matériel hétérogène. Ce programme a notamment permis d'assembler des populations (variétés de pays, variétés anciennes,...) et d'optimiser le mélange sur plusieurs années en pratiquant une sélection massale dans les composants. La sélection dans les composants avant de mélanger, bien que moins efficace permet de mieux maintenir la diversité au sein du mélange (van Frank, 2018).

Ces approches participatives permettent d'intégrer la diversité des contextes de production et des

utilisations, et posent de nouveaux problèmes méthodologiques du fait de la structure déséquilibrée des réseaux d'essais (Rivière et al., 2015). Plantes de services et cultures associées demandent d'évaluer plus de variétés et plus d'espèces, avec parfois de très petits marchés, et donc n'attirent généralement pas les sélectionneurs des entreprises semencières, du fait de la non rentabilité de l'investissement. La sélection décentralisée, opérée par les agriculteurs ou des associations, est donc une des solutions face à une demande croissante de variétés et d'espèces diversifiées. Et comme les agriculteurs n'attendent pas les chercheurs ou instituts techniques pour concevoir de nouvelles pratiques, la création de forums, ou « traque aux innovations » qui se développe en agronomie (projets Légitimes et Remix), permet de recueillir et mutualiser des connaissances sur le fonctionnement et la conduite des associations.

Plus généralement, il est essentiel qu'une co-conception de génotypes et de systèmes de culture soit entreprise, ce qui appelle également à une plus grande connexion entre praticiens, agronomes et sélectionneurs, et l'hybridation de leurs connaissances scientifiques, expertes ou empiriques. Les associations peuvent demander des conduites adaptées (semis, fertilisation, désherbage, récolte), et donc des développements agronomiques spécifiques, mais il existe aussi des pratiques agronomiques pour lesquelles il convient de développer un matériel génétique adapté, facilitant leur adoption. Il faut souligner les nombreuses évolutions faites au niveau du machinisme agricole qui ont permis le développement de certaines associations, notamment les semoirs pour semis direct, les bineuses de précision, ou encore les machines de tri post-récolte.

6.4 Faire évoluer les filières

Frein majeur à la diversification (Meynard et al., 2013), la filière doit intégrer cette diversification intra-parcellaire. Ainsi les mélanges de variétés, initialement fortement décriés par de nombreux acteurs de la filière, sont maintenant reconnus, autorisés à la vente, et proposés par certaines coopératives. Il est cependant nécessaire de faire évoluer les mentalités, du conseil à la valorisation des produits, avec une gestion nouvelle de cette hétérogénéité intra-parcelle, qui peut amener un rééquilibrage entre céréales et légumineuses par exemple, et aussi une meilleure stabilité des productions et des qualités des produits.

La diversification intra-parcelle appelle donc à de nombreuses évolutions dans la filière, de la sélection variétale à l'évaluation des associations jusqu'aux conduites culturales, collectes et transformation des récoltes sans oublier la réglementation. Cette diversification des peuplements cultivés est un des leviers à actionner pour protéger la biodiversité sauvage associée à l'agroécosystème. En effet, un peuplement diversifié offre une diversité d'habitats et de niches, qui ont des effets directs sur les communautés associées. Même la diversité plus limitée de mélanges intra-spécifiques peut avoir des effets bénéfiques, comme démontré pour certains insectes auxiliaires des cultures dans les mélanges de blé (Chateil et al., 2013 ; Dubs et al., 2018). Il convient aussi de relativiser l'effet de ces diversifications intra-parcelle par rapport aux effets d'infrastructures paysagères, par exemple les haies et bosquets, et s'attacher à mobiliser une diversité de levier, à l'instar des rizières du YuanYang articulées autour du triptyque « forêt-village-terrasse ».

Références bibliographiques

- Allard R.W., 1961. Relationship between genetic diversity and consistency of performance in different environments. *Crop Science* 1, 127–133.
- Altieri M., 1999. The ecological role of biodiversity in agroecosystems. *Agric Ecosys Environ* 74:19-31. doi: 10.1016/S0167-8809(99)00028-6
- Anil L., Park J., Phipps R.H., Miller F.A., 1998. Temperate intercropping of cereals for forage: a review of the potential for growth and utilization with particular reference to the UK. *Grass Forage Sci* 53:301-

317. doi: 10.1046/j.1365-2494.1998.00144.x

Banik P., Midya A., Sarkar B.K., Ghose S.S., 2006. Wheat and chickpea intercropping systems in an additive experiment. Advantages and weed smothering. *Europ J Agron* 24:325-332. doi: 10.1016/j.eja.2005.10.010

Barot S., Allard V., Cantarel A., Enjalbert J., Gauffreteau A., Goldringer I., Lata J.C., Le Roux X., Niboyet A., Porcher E., 2017. Designing mixtures of varieties for multifunctional agriculture with the help of ecology. *A review. Agron. Sustain. Dev.* 37, 1-20

Bedoussac L., Journet E.-P., Hauggaard-Nielsen H., Naudin C., Corre-Hellou G., Jensen E.S., Prieur L., Justes E., 2015. Ecological principles underlying the increase of productivity achieved by cereal-grain legume intercrops in organic farming. A review. *Agronomy for sustainable development* 35(3):911-935

Bedoussac L., Justes E., 2010a. The efficiency of a durum wheat-winter pea intercrop to improve yield and wheat grain protein concentration depends on N availability during early growth. *Plant Soil* 330:19-35. doi: 10.1007/s11104-009-0082-2

Bedoussac L., Justes E., 2010b. Dynamic analysis of competition and complementarity for light and N use to understand the yield and the protein concentration of a durum wheat-winter pea intercrop. *Plant Soil* 330:37-54. doi: 10.1007/s11104-010-0303-8

Cadoux, S., Sauzet, G., Valantin-Morison, M., Pontet, C., Champolivier, L., Robert, C., Lieven, J., Flénet, F., Mangenot, O., Fauvin, P., Landé, N., 2015. Intercropping frost-sensitive legume crops with winter oilseed rape reduces weed competition, insect damage, and improves nitrogen use efficiency. *OCL* 22, D302. <https://doi.org/10.1051/ocl/2015014>

Chateil C., Goldringer I., Tarallo L., Kerbiriou C., Le Viol I., Ponge J.-F., Salmon S., Gachet S., Porcher E., 2013. Crop genetic diversity benefits farmland biodiversity in cultivated fields. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 171, 25–32. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2013.03.004>

Corre-Hellou G., Dibet A., Hauggaard-Nielsen H., Crozat Y., Gooding M., Ambus P., Dahlmann C., von Fragstein P., Pristeri A., Monti M., Jensen E.S., 2011. The competitive ability of pea-barley intercrops against weeds and the interactions with crop productivity and soil N availability. *Field Crops Res* 122:264-272. doi: 10.1016/j.fcr.2011.04.004

Crews T.E., Peoples M.B., 2004. Legume versus fertilizer sources of nitrogen: ecological trade offs and human needs. *Agric Ecosyst Environ* 102:279-297. doi: 10.1016/j.agee.2003.09.018

Dawson J.C., Rivière P., Berthellot J.F., Mercier F., de Kochko P., Galic N., Pin S., Serpolay E., Thomas M., Giuliano S., Goldringer I., 2011. Collaborative Plant Breeding for Organic Agricultural Systems in Developed Countries. *Sustainability* 3(8): 1206-1223; DOI:10.3390/su3081206.

Dubs F., Vergnes A., Mirlicourtois E., Le Viol I., Kerbiriou C., GoulNIK J., Belghali S., Bentze L., Barot S., Porcher. E., 2018. Weak and variable effects of wheat variety mixtures on aboveground arthropods under low-input farming. *Basic Appl. Ecol.* 33, 66-78.

Duru M., Therond O., Martin G., Martin-Clouaire R., Magne M.-A., Justes E., Journet E.-P., Aubertot J.-N., Savary S., Bergez J.-E., Sarthou J.P., 2015. How to implement biodiversity-based agriculture to enhance ecosystem services: a review. *Agronomy for Sustainable Development* 35, 1259–1281. <https://doi.org/10.1007/s13593-015-0306-1>

Gaba S., Lescourret F., Boudsocq S., Enjalbert J., Hinsinger P., Journet E.-P., et al., 2015. Multiple cropping systems as drivers for providing multiple ecosystem services: from concepts to design. *Agron. Sustain. Dev.* 35, 1–17.

Garrido-Lestache E., López-bellido R.J., López-bellido L., 2004. Effect of N rate, timing and splitting and N type on bread-making quality in hard red spring wheat under rainfed Mediterranean conditions *Field Crops Res* 85:213-236. doi: 10.1016/S0378-4290(03)00167-9

Gooding M.J., Kasynova E., Ruske R., Hauggaard-Nielsen H., Jensen E.S., Dahlmann C., von Fragstein P., Dibet A., Corre-Hellou G., Crozat Y., Pristeri A., Romeo M., Monti M., Launay M., 2007. Intercropping with pulses to concentrate nitrogen and sulphur in wheat. *J Agric Sci* 145:469-479. doi: 10.1017/S0021859607007241

Grime J.P., 1998. Benefits of plant diversity to ecosystems: immediate, filter and founder effects. *Journal of Ecology* 86: 902–910.

- Grime J.P., 2006. Trait convergence and trait divergence in herbaceous plant communities: mechanisms and consequences. - *Journal of Vegetation Science* 17: 255–260.
- Hauggaard-Nielsen H., Jørnsgard B., Kinane J., Jensen E.S., 2007. Grain legume-cereal intercropping: The practical application of diversity, competition and facilitation in arable and organic cropping systems. *Renewable Agric Food Syst* 23: 3-12. doi: 10.1017/S1742170507002025
- Hauggaard-Nielsen H., Gooding M., Ambus P., Corre-Hellou G., Crozat Y., Dahlmann C., Dibet A., von Fragstein P., Pristeri A., Monti M., Jensen E.S., 2009a. Pea-barley intercropping and short-term subsequent crop effects across European organic cropping conditions. *Nutr Cycl Agroecosyst* 85:141–155. doi: 10.1007/s10705-009-9254-y
- Hauggaard-Nielsen H., Gooding M., Ambus P., Corre-Hellou G., Crozat Y., Dahlmann C., Dibet A., von Fragstein P., Pristeri A., Monti M., Jensen E.S., 2009b. Pea-barley intercropping for efficient symbiotic N₂-fixation, soil N acquisition and use of other nutrients in European organic cropping systems. *Field Crops Res* 113:64-71. doi: 10.1016/j.fcr.2009.04.009
- Hockett E.A., Eslick R.F., Qualset C.O., et al., 1983. Effects of natural selection in advanced generations of Barley composite cross II. *Crop Science* 23, 752–756.
- Hector A., Schmid B., Beierkuhnlein C., et al., 1999. Plant Diversity and Productivity Experiments in European Grasslands. *Science* 5: 286, 5442, 1123-1127.
- Hector A., Hooper R., 2002. Darwin and the first ecological experiment. *Science* 40, 295:639
- Hector A., Bagchi R., 2007. Biodiversity and ecosystem multifunctionality. *Nature* 448:188-190. doi:10.1038/nature05947
- Hugoni M., Cantarel A., Allard V., Enjalbert J., Pommier T., Violle C., Le Roux X. Effects of wheat variety richness and functional traits on soil nitrifiers and denitrifiers. (in prep 2019)
- Jensen E.S., 1996. Grain yield, symbiotic N₂ fixation and interspecific competition for inorganic N in pea-barley intercrops. *Plant Soil* 182:25-38. doi: 10.1007/BF00010992
- Jiao Y., Li X., Liang L., Taekuchi K., Okuro T., Zhang D., Sun L., 2012. Indigenous ecological knowledge and natural resource management in the cultural landscape of China's Hani terraces. *Ecological Research* 27 (2): 247-263.
- Knudsen M.T., Hauggaard-Nielsen H., Jørnsgard B., Jensen E.S., 2004. Comparison of interspecific competition and N use in pea-barley, faba bean-barley and lupin-barley intercrops grown at two temperate locations. *J Agric Sci* 142:617-627. doi: 10.1017/S0021859604004745
- Loreau M., Hector A., 2001. Partitioning selection and complementarity in biodiversity experiments. *Nature* 412:72. doi:10.1038/35083573
- Lesica P., Allendorf F.W., 1999. Ecological Genetics and the Restoration of Plant Communities: Mix or Match? *Restoration Ecology* 7:1, 42–50.
- Liao J., Huang H., Meusnier I., Adreit H., Ducasse A., Bonnot F., Pan L., He X., Kroj T., Fournier E., Tharreau D., Gladieux P., Morel J.B., 2016. Pathogen effectors and plant immunity determine specialization of the blast fungus to rice subspecies. *eLife* 2016;5: e19377.
- Liebman, M., Dyck, E., 1993. Crop Rotation and Intercropping Strategies for Weed Management. *Ecological Applications* 3, 92–122. <https://doi.org/10.2307/1941795>
- Lithourgidis A.S., Vasilakoglou .I.B, Dhima K.V., Dordas C.A., Yiakoulaki M.D., 2006. Forage yield and quality of common vetch mixtures with oat and triticale in two seeding ratios. *Field Crops Res* 99:106-113. doi: 10.1016/j.fcr.2006.03.008.
- Litrico I., Violle C., 2015. Diversity in plant breeding: a new conceptual framework. *Trends in Plant Science*, 20(10): 604-13.
- Lorin, M., Jeuffroy, M.-H., Butier, A., Valantin-Morison, M., 2016. Undersowing winter oilseed rape with frost-sensitive legume living mulch: Consequences for cash crop nitrogen nutrition. *Field Crops Research* 193, 24–33. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2016.03.002>
- Lorin, M., Jeuffroy, M.-H., Butier, A., Valantin-Morison, M., 2015. Undersowing winter oilseed rape with frost-sensitive legume living mulches to improve weed control. *European Journal of Agronomy* 71, 96–105. <https://doi.org/10.1016/j.eja.2015.09.001>

- Malézieux E., Crozat Y., Dupraz C., Laurans M., Makowski D., Ozier-Lafontaine H., Rapidel B., de Tourdonnet S., Valantin-Morison M., 2009. Mixing plant species in cropping systems: concepts, tools and models. A review. *Agron Sustain Dev* 29:43-62. doi: 10.1051/agro:2007057
- Médiène, S., Verret, V., Felix, J., Valantin-Morison, M., 2016. A tool integrating and sharing knowledge to select legume species for oilseed rape intercropping, in: Second International Legumes Society Conference. Presented at the Second International Legumes Society Conference, Troia, Portugal, p. 280.
- Meilhac J., Durand J.L., Beguier V., Litrico I., 2019. Increasing the benefits of species diversity in multispecies temporary grasslands by increasing within-species diversity. *Ann Bot.* doi: 10.1093/aob/mcy227.
- Meynard J.M., Messéan A., Charlier A., Charrier F., Fares M., Le Bail M., Magrini M.B., Savini I., 2013. Freins et leviers à la diversification des cultures. Etude au niveau des exploitations agricoles et des filières. Synthèse du rapport d'étude, INRA, 52 p.
- Mundt, C.C. 2002. Use of multiline cultivars and cultivar mixtures for disease management. *Annual Review of Phytopathology* 40:381–410.
- Naudin C., Corre-Hellou G., Pineau S., Crozat Y., Jeuffroy M.H., 2010. The effect of various dynamics of N availability on winter pea-wheat intercrops: crop growth, N partitioning and symbiotic N₂ fixation. *Field Crops Res* 119:2-11. doi: 10.1016/j.fcr.2010.06.002
- Naudin C., van der Werf H.M.G., Jeuffroy M.H., Corre-Hellou G., 2014. Life cycle assessment applied to pea-wheat intercrops: A new method for handling the impacts of co-products. *J Clean Prod* 73:80-87. doi: 10.1016/j.jclepro.2013.12.029
- Niggli U., Fließbach A., Hepperly P., Scialabba N., 2009. Low greenhouse gas agriculture: mitigation and adaptation potential of sustainable farming systems. Food and Agriculture Organization of the United Nations. <http://www.fcrn.org.uk/sites/default/files/low-greenhouse-gas-agriculture.pdf>.
- Oelhermann M., Echarte L., Vachon K., Dubois C., 2009. The role of complex agroecosystems in sequestering carbon and mitigating global warming. *Earth Environ Sci* 6:20-31. doi:10.1088/1755-1307/6/24/242031
- Plas Fons van der, 2019. « Biodiversity and Ecosystem Functioning in Naturally Assembled Communities ». *Biological Reviews*, 6 février 2019. <https://doi.org/10.1111/brv.12499>.
- Prieto I., Litrico I., Violle C., Barre P., 2017. Five species, many genotypes, broad phenotypic diversity: when agronomy meets functional ecology. *American Journal of Botany*, 104(1):1-10.
- Qin A.Z., Huang G.B., Chai Q., Yu A.Z., Huang P., 2013. Grain yield and soil respiratory response to intercropping systems on arid land. *Field Crops Res* 144:1-10. doi:10.1016/j.fcr.2012.12.005
- Raseduzzaman Md., Jensen E.S., 2017. Does intercropping enhance yield stability in arable crop production? A meta-analysis. *Europ J Agron* 91:25-33. Doi:10.1016/j.eja.2017.09.009
- Rasmusson D.C., Beard B.H., Johnson F.K., 1967. Effect of natural selection on performance of a barley population. *Crop Science* 7, 543.
- Ratnadass A., Fernandes P., Avelino J., Habib R., 2012. Plant species diversity for sustainable management of crop pests and diseases in agroecosystems: a review. *Agron Sustain Dev* 32:273-303. doi: 10.1007/s13593-011-0022-4
- Rivière P., Goldringer I., Berthelot J.-F., Galic N., Pin S., De Kochko P., Dawson J.C., 2015. Response to farmer mass selection in early generation progeny of bread wheat landrace crosses. *Renewable Agriculture and Food Systems* 30(2): 190-201. DOI:10.1017/S1742170513000343
- Schott, C., Mignolet, C., Meynard, J.-M., 2010. Les oléoprotéagineux dans les systèmes de culture : évolution des assolements et des successions culturales depuis les années 1970 dans le bassin de la Seine. *OCL* 17, 276–291. <https://doi.org/10.1051/ocl.2010.0334>
- Subrahmaniam H.J., Libourel C., Journet E.P., Morel J.B., Muños S., Niebel A., Raffaele S., Roux F., 2018. The Genetics Underlying Natural Variation of Plant–Plant Interactions, a Beloved but Forgotten Member of the Family of Biotic Interactions. *The Plant Journal* 93: 747-70. <https://doi.org/10.1111/tpj.13799>.
- Spehn E.M., Joshi J., Schmid B., Alphei J., Körner C., 2000. Plant diversity effects on soil heterotrophic activity in experimental grassland ecosystems. *Plant and Soil*, 224, 217-230.

- Tilman D., Wedin D., Knops J., 1996. Productivity and sustainability influenced by biodiversity in grassland ecosystems. *Nature* 379, 718 – 720
- Tilman D., Clarence L.L., Thomson K.T., 1997. Plant Diversity and Ecosystem Productivity: Theoretical Considerations. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 94: 1857-61. <https://doi.org/10.1073/pnas.94.5.1857>.
- Tilman D., Reich P., Knops J., et al., 2001. Diversity and Productivity in a Long-Term Grassland Experiment. *Science* 294, 843-845.
- Trenbath B.R., 1993. Intercropping for the management of pests and diseases. *Field Crops Res* 34:381-405. doi: 10.1016/0378-4290(93)90123-5
- Valantin-Morison M., David C., Cadoux S., Lorin M., Celette F., Amossé C., Basset A., 2014. Association d'une culture de rente et espèces compagnes permettant la fourniture de services écosystémiques. *Innovations Agronomiques* 40, 93-112
- Vandermeer J., van Noordwijk M., Anderson J., Ong C., Perfecto I., 1998. Global change and multi-species agroecosystems: Concepts and issues. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 67, 1–22. [https://doi.org/10.1016/S0167-8809\(97\)00150-3](https://doi.org/10.1016/S0167-8809(97)00150-3)
- Verret, V., Gardarin, A., Pelzer, E., Mediene, S., Makowski, D., Morison, M., 2017a. Can legume companion plants control weeds without decreasing crop yield? A meta-analysis. *Field Crops Research* 204, 158–168. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2017.01.010>
- Verret, V., Gardarin, A., Makowski, D., Lorin, M., Cadoux, S., Butier, A., Valantin-Morison, M., 2017b. Assessment of the benefits of frost-sensitive companion plants in winter rapeseed. *European Journal of Agronomy* 91, 93–103. <https://doi.org/10.1016/j.eja.2017.09.006>
- Vidal T., Lusley, P., Leconte M., Vallavieille-Pope C. de, Huber L., Saint-Jean S., 2017b. Cultivar architecture modulates spore dispersal by rain splash: A new perspective to reduce disease progression in cultivar mixtures. *PLOS ONE* 12, e0187788. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0187788>
- Viguié L., Bedoussac L., Journet E.-P., Justes E., 2018. Yield gap analysis extended to marketable yield reveals agronomic and economic performances of organic lentil-spring wheat intercrops. *Agronomy for Sustainable Development* 38:39
- Wasof S., Lenoir J., Hattab T., Jamoneau A., Gallet-Moron E., Ampoorter E., Saguez R., et al., 2018. Dominance of Individual Plant Species Is More Important than Diversity in Explaining Plant Biomass in the Forest Understorey. Édité par Gillian Rapson. *Journal of Vegetation Science* 29, N°3, 521-31. <https://doi.org/10.1111/jvs.12624>.
- Xu J., Lebel L., Sturgeon J., 2009. Functional links between biodiversity, livelihoods, and culture in a Hani Swidden Landscape in Southwest China. *Ecology and Society* 14 (2): 20.
- Yuan Z., Lun F., Cao Z., Min Q., Bai Y., Liu M., Cheng S., Li W., Fuller A.M., 2014. Exploring the state of retention of traditional ecological knowledge (TEK) in a Hani rice terrace village, Southwest China. *Sustainability* 6 (7): 497-4513.

Cet article est publié sous la licence Creative Commons (CC BY-NC-ND 3.0).



<https://creativecommons.org/licenses/by-nc-nd/3.0/fr/>

Pour la citation et la reproduction de cet article, mentionner obligatoirement le titre de l'article, le nom de tous les auteurs, la mention de sa publication dans la revue « *Innovations Agronomiques* », la date de sa publication, et son URL ou DOI).